

РЕАКЦИЯ ЛИЧИНОК И НИМФ *HAEMAPHYSALIS CONCINNA* KOCH НА ДЛИНУ ДНЯ

В. Н. Белозеров

Биологический научно-исследовательский институт
Ленинградского государственного университета

В регуляции сезонного развития *Haemaphysalis concinna* длинный день способствует бездиапаузному развитию личинок и нимф, а короткий день — возникновению диапаузы. Порог у личинок дальневосточной популяции лежит между 12 и 16 час. света (при 18°). На основе длиннодневной реакции регулируется также агрессивность голодных нимф и имаго. Дается сравнение сезонно-циклических адаптаций *H. concinna* и *Ixodes ricinus*.

Исследования последних лет показали большое значение фотопериодических реакций в регуляции сезонных циклов у иксодовых клещей (Белозеров, 1965, 1968). Ниже приведены данные о подобных механизмах у *Haemaphysalis concinna* Koch.

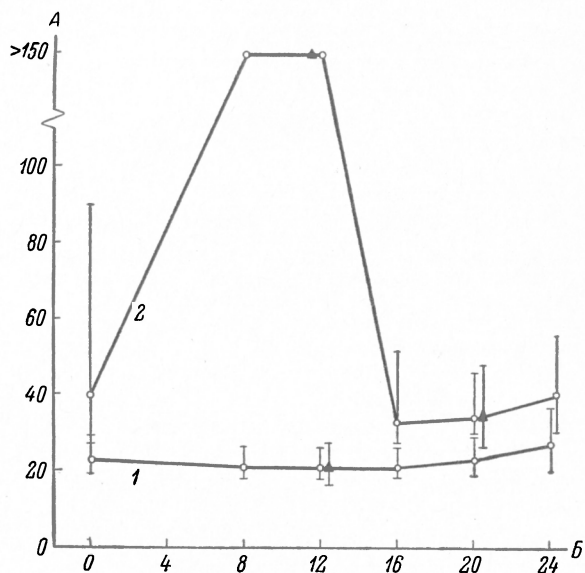
Биология этого вида, несмотря на его большое эпидемиологическое значение, изучена недостаточно. Лишь в последнее время выяснено, что продолжительность жизненного цикла у него составляет не 1.5—2 года, как предполагали ранее (Померанцев, 1950), а 3—4 года, причем такие сроки характерны для клещей как из восточных (Беляева, 1966), так и западных частей ареала *H. concinna* (Мельникова, 1958; Cerný a. Kratochvilová-Králková, 1963). Затягивание развития *H. concinna* связано с осенне-зимней пассивностью голодных личинок, нимф и имаго (Мельникова, 1958), а также с осенними задержками метаморфоза насосавшихся личинок и нимф (Беляева, 1966).

В наших опытах по влиянию длины дня на развитие личинок и нимф *H. concinna* использовалось потомство клещей дальневосточной популяции (из окрестностей Хабаровска).¹ Личинки, вылупившиеся в лаборатории, содержались при 18° в двух световых режимах — длинном (20 час. света) и коротком дне (12 час. света); они были накормлены на белых мышах в возрасте 1 и 3 месяцев (в начале сентября и ноября соответственно). Агрессивность длиннодневных и короткодневных личинок была одинакова (в обоих случаях насосалось свыше 90% посаженных на мышей личинок). Насосавшиеся личинки, отсаженные в пробирки-садки Нельзиной группами по 45—55 особей, содержались в 6 различных фотопериодических режимах (8, 12, 16 и 20 час. света в сутки, а также круглосуточная темнота или круглосуточное освещение) при 18°.

Результаты наблюдений за сытыми личинками показали, что характер их развития определяется фотопериодическими условиями, в которых они находились как до, так и после питания (см. рисунок). Личинки, содержащиеся до кормления при 20 час. света, развивались дружно и быстро. Первые признаки метаморфоза (оцепенение, посветление покровов и появление светлого пятна в передней части тела) обнаруживались у них

¹ Пользуюсь случаем поблагодарить Н. С. Беляеву (Хабаровск) за присылку нам сытых самок *H. concinna*.

через 8—10 дней после насыщения, а линька наблюдалась через 19—29 дней после насыщения. Вылупление 50% нимф происходило через 21—23 дня. Световой режим содержания сытых личинок в этих случаях не сказывался на сроках их развития (лишь в условиях круглосуточного освещения наблюдалось небольшое увеличение сроков и степени их индивидуальной изменчивости). Личинки же, содержащиеся до кормления при 12 час. света, четко реагировали на длину дня после насыщения. В условиях длинного дня (16—20 час. света) они довольно быстро начинали развиваться (первые признаки метаморфоза обнаружены у них через 19—23 дня после насыщения) и линяли на нимф через 27—56 дней после насыщения. Вылупление 50% нимф происходило здесь



Фотопериодическая реакция личинок *H. concinna*.

А — продолжительность развития личинок (в днях), Б — фотопериод (часы света). Личинки до кормления содержались при 20 час. света (1) или при 12 час. света (2). Продолжительность развития 50% личинок: кружки — личинки в возрасте 1 месяца, треугольники — 3 месяцев, вертикальными линиями показаны пределы изменчивости сроков развития сытых личинок (минимумы и максимумы).

имеют условия содержания личинок до кормления. Диапауза возникает только в том случае, если личинки и до питания, и после насыщения находились в условиях короткого дня. Возраст, по-видимому, не имеет существенного значения в регуляции развития и диапаузы у этого вида клещей, так как по срокам развития и по тенденции к диапаузе личинки в возрасте 1 и 3 месяцев были одинаковы (см. рисунок).

Нимфы, полученные от длиннодневных личинок, сразу после вылупления были помещены в условия короткого (12 час. света) и длинного дня (20 час. света) при 18°, в которых они находились в течение 1 и 8 месяцев, после чего их кормили на белых мышах (по методике, обеспечивавшей выяснение степени их агрессивности и использовавшейся ранее в работе с нимфами *Ixodes ricinus*, — Белозеров, 1966, 1967). Насосавшихся нимф помещали в альтернативные световые режимы — 12 и 20 час. света — при 18°.

Исследование нимф показало, что от длины дня у них зависит не только характер развития сытых особей (как это обнаружено у личинок), но также и агрессивность голодных особей. Зависимость агрессивности от фотопериода особенно четко выражена у молодых нимф: на протяжении 2-дневного свободного контакта с мышами к ним присасывалось 40—42% длиннодневных нимф в возрасте 1 месяца, тогда как ни одна короткоднев-

через 33—40 дней. Темнота по эффекту воздействия на сытых личинок из короткого дня близка к круглосуточному освещению (но степень индивидуальной изменчивости сроков метаморфоза в темноте значительно выше). Следует отметить, что разница в сроках развития (11—13 дней) у личинок, содержащихся до кормления в условиях короткого и длинного дня, связана с возникновением задержки на стадии сохранения подвижности у личинок из короткого дня. При попадании же таких личинок после насыщения в условия короткого дня (8—12 час. света) эта задержка переходила в состояние прочной диапаузы, сохранявшейся свыше 8 месяцев.

Таким образом, развитие личинок *H. concinna* регулируется длиннодневной фотопериодической реакцией, причем основное значение

ная нимфа того же возраста к мышам не присасывалась (см. таблицу). Аналогичная зависимость обнаружена и у более взрослых нимф (в возрасте 8 месяцев): присасывалось 72% длиннодневных нимф и всего 55% короткодневных. Однако разница в этом случае была значительно меньше, а по проценту от возврата (см. таблицу) она вообще отсутствовала, что связано с общим повышением агрессивности нимф с увеличением их возраста. Агрессивность нимф *H. concinna*, так же как и *I. ricinus*, определяется, таким образом, на основе длиннодневной фотопериодической реакции, но зависит и от их возраста.

Влияние фотопериодических условий содержания голодных нимф *H. concinna* (при 18°) на их агрессивность

Возраст и условия содержания нимф	Число нимф		Процент насыщения	
	голодных	насосавшихся	от общего числа	от возврата
1 месяц:				
20 час. света . . .	40—50 (90)	17—20 (37)	40.5—42.5 (41.2)	47.5—51.5 (49.5)
12 » » . . .	44—52 (96)	0—0 (0)	0—0 (0)	0—0 (0)
8 месяцев:				
20 час. света . .	35—40 (75)	25—29 (54)	71.5—72.5 (72)	78.2—90.6 (84.4)
12 » » . . .	50—50 (100)	23—32 (55)	46.0—64.0 (55.0)	85.0—91.4 (88.2)

Нимфы из длинного дня, насосавшиеся в возрасте 1 месяца, приступили к метаморфозу одновременно в обоих световых режимах (первые признаки развития обнаружены уже через 11—12 дней после насыщения) и дружно перелиняли на имаго через 25 (20—32) дней после насыщения. Следует отметить, что по скорости развития личинки и нимфы *H. concinna* (в отличие от большинства других иксодовых клещей) практически не различаются. Сходные сроки нимфально-имагинального метаморфоза обнаружены и у нимф, содержащихся до питания при 20 час. света и накормленных в возрасте 8 месяцев: при 12 час. света вылупление имаго происходило через 19—32 дня (50% нимф перелиняло через 27 дней), а при 20 час. света — через 20—50 дней (50% нимф перелиняло через 30 дней). Хотя у нимф *H. concinna*, так же как и у личинок, основное значение в детерминации бездиапаузного развития принадлежит фотопериодическим условиям до питания, но у части нимф, попадающих после насыщения в короткодневные условия, может происходить возникновение прочной диапаузы. В проведенном опыте такая диапауза возникала у 16.5% нимф, накормленных в возрасте 8 месяцев.

У нимф, содержащихся до питания в коротком дне, наблюдалась задержка наступления метаморфоза. При содержании сытых нимф в длинном дне первые имаго вылуплялись лишь через 40 дней, а линька у 50% нимф происходила лишь через 49 дней после их насыщения. Срок их развития увеличивался почти в 2 раза. Если же нимфы после насыщения попадали в условия короткого дня, то отмеченная задержка развития, носившая временный характер, переходила в состояние прочной диапаузы, сохранявшейся несколько месяцев.

Таким образом, характер метаморфоза у нимф *H. concinna* (с диапаузой или без нее) регулируется на основе длиннодневной фотопериодической реакции как до, так и после питания. Наличие различий в процессах фотопериодической регуляции агрессивности голодных нимф и метаморфоза сытых нимф у *H. concinna*, связанных с возрастом (в первом случае возрастные изменения четко выражены, тогда как во втором случае они почти не проявляются, хотя детерминация развития происходит также еще у голодных особей), представляет собой дополнительное свидетельство

ство в пользу автономности механизмов регуляции поведенческой и морфогенетической диапаузы, а также самостоятельности этих форм биологического покоя.

Полученные данные показывают, что по механизмам регуляции сезонного развития *H. concinna* обладает большим сходством с *Ixodes ricinus* (Белозеров, 1964; Бабенко и Платонова, 1965; Белозеров и Михайлова, 1966). Прежде всего это касается первостепенной роли реакции на длину дня в регуляции развития и активности личинок и нимф. У обоих видов личиночная диапауза определяется фотопериодическими условиями содержания личинок как до, так и после питания (в обоих случаях — на основе длиннодневной реакции). У обоих видов длина дня непосредственно определяет агрессивность нимф,² но не сказывается заметно на агрессивности личинок. Основная роль в механизмах поддержания состояния личиночной диапаузы у обоих видов принадлежит экзогенным факторам (Белозеров, 1968). Вместе с тем между этими видами имеются и существенные различия: у *H. concinna* в регуляции развития личинок и нимф важнее условия их содержания до питания, а у *I. ricinus* — условия после их насыщения; у личинок *H. concinna* темнота равноценна длинному дню, а у *I. ricinus* — короткому. Наиболее существенны различия в реакциях на длину дня у нимф, так как у *H. concinna* длиннодневный тип реакции сохраняется и до питания, и после насыщения, а у *I. ricinus* наблюдается инверсия реакции с короткодневной до питания на длиннодневную после насыщения. Эти различия у нимф сравниваемых видов связаны несомненно с тем, что бездиапаузное развитие у нимф *H. concinna* завершается вдвое быстрее, чем у нимф *I. ricinus* (и они в природных условиях успевают закончить развитие при более поздних календарных сроках паразитирования). В результате этого соотношение диапаузирующих и активных особей в личиночной и нимфальной популяциях *H. concinna* должно быть одинаковым, тогда как у *I. ricinus* число диапаузирующих особей в нимфальной популяции значительно больше, чем в личиночной.

Сходство сезонных и жизненных циклов *H. concinna* и *I. ricinus* определяется сходством присущих им сезонно-циклических адаптаций и механизмов их регуляции, а специфика циклов связана с отмеченными особенностями регуляторных механизмов.

Л и т е р а т у р а

- Б а б е н к о Л. В. и П л а т о н о в а В. Ф. 1965. О диапаузе личинок *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus*. Сообщ. 1. Экспериментальные данные о воздействии фотопериода на голодных и сытых личинок. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 34 (1) : 69—73.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1964. Диапауза личинок клеща *Ixodes ricinus* и ее зависимость от внешних условий. Зоол. журн., 43 (11) : 1626—1637.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1965. Диапауза у иксодовых клещей. Чтения памяти Н. А. Холодковского (1963—1964). Изд. «Наука», М.—Л. : 12—33.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1966. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus* 1. Зависимость поведения голодных и развития сытых нимф от фотопериодических условий. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 35 (6) : 723—729.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1967. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus* 2. Разные формы диапаузы нимф и особенности их регуляции у клещей ленинградской популяции. Паразитология, 1 (4) : 279—287.
- Б е л о з е р о в В. Н. 1968. Фотопериодическая регуляция сезонного развития у иксодовых клещей. В сб.: Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей, Изд. ЛГУ : 100—128.
- Б е л о з е р о в В. Н. и М и х а й л о в а З. А. 1966. Диапауза личинок клеща *Ixodes ricinus* и ее зависимость от внешних условий. 2. Взаимовлияние условий содержания клещей до и после питания в процессах регуляции диапаузы насытившихся личинок. Зоол. журн., 45 (4) : 543—550.
- Б е л я е в а Н. С. 1966. Продолжительность развития иксодовых клещей на юге Хабаровского края. Первое акарол. совещ., Тез. докл., изд. «Наука», Л. : 31—32.

² Фотопериодические условия содержания голодных имаго *H. concinna* также определяют их агрессивность в соответствии с нормами длиннодневной реакции: к кролику присасывалось 95% клещей из длинного дня, но всего 33% клещей из короткого дня (в возрасте 7 месяцев).

- М е л ь н и к о в а Т. Г. 1958. О развитии клеща *Haemaphysalis concinna* в природных условиях Крымского заповедника. Зоол. журн., 37 (2) : 297—300.
- П о м е р а н ц е в Б. И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Фауна СССР. Паукообразные. Изд. АН СССР, М.—Л., 4 (2) : 1—223.
- С е р н ы В. а. К р а т о ч в и л о в á - К р á л о в á Е. 1963. Vývoj klistěte *Haemaphysalis concinna* Koch v přírodních podmínkách jižní Moravy. Zoologické Listy, 12 (3) : 259—261.
-

PHOTOPERIODIC REACTION OF LARVAE AND NYMPHS OF THE TICK *HAEMAPHYSALIS CONCINNA* KOCH

V. N. Belozеров

S U M M A R Y

Experiments with larvae and nymphs of *Haemaphysalis concinna* from the Far East have demonstrated that photoperiodic reaction is involved into regulation of the seasonal development of the tick. Long-day conditions enable the non-diapause development of immature stages and the aggressiveness of hungry nymphs. Short-day conditions induce the diapause of engorged larvae and nymphs, as well as the inactivity of hungry nymphs. Seasonal adaptations in *H. concinna* and *I. ricinus* are discussed.
